— спектр жизненных форм коллембол в ходе восстановительной сукцессии изменяется от верхнеподстилочных форм к нижнеподстилочным, что напоминает начальные этапы сукцессии разложения (Чернова, 1977). В дальнейшем появляются почвенные формы, подстилочно-почвенные формы отмечаются лишь на поздних этапах сукцессии;

— численность ногохвосток на отвалах невысока, и только на самых поздних этапах освоения отвалов этот показатель приближается к уровню зональных сообществ.

Таким образом, особенности формирования группировок коллембол на породных отвалах угольных шахт Донбасса могут служить индикатором протекающих здесь процессов почвообразования.

Бабенко Ф. Б. Некоторые закономерности формирования комплекса почвенных микроартропод на отвалах откытых горных разработок // Зоол. журн.— 1980.— **59**, вып.1.— С. 43—54.
Мартынова Е. Ф. Отряд Podura (Collembola) — ногохвостки, или подуры // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. 1.— С. 42—101.
Мониторинг антропогенной сукцессии на породных отвалах угольных шахт и разработка концепции их фитооптимизации (Отчет Донецк. ботан. сада за 1992 г.).— ГР 12187. — Донецк, 1992. — 116 с.
Определитель коллембол фауны СССР. Общая часть, определительные таблицы семейств и родов / Под ред. Н.М.Черновой, Б.Р.Стригановой.— М.: Наука, 1988. — 214 с.
Прокопенко А. А. К фауне коллембол Левобережной Украины // Биол. науки.— 1987.— N 1.— С. 38—42.
Кондратюк Е. Н., Тарабрин В.П., Бакланов В.И., Бурда Р.И., Хархота А.И. Промышленная ботаника. — Киев : Наук. думка, 1980. — 260 с.
Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн.— 1970.— **49**, вып. 10.— С. 1437—1455.
Стебаева С.К. Структура сообществ коллембол при разных типах рекультивации в Кузбассе и на КАТЭКе // Почв. фауна и почв. плодородие. Тр. 9 Междунар. коллок. по почв.зоол. — М.: Наука, 1987. — С. 710—713.
Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков.— М.: Наука, 1977.— 200 с.
Gisin H. Collembolenfauna Europas. — Geneve: Mus. Histoire Nat., 1960.— 312 p.
Dunger W. Uber den Anteil der Arthropoden an der Umsetzung des Bestandesabfalles in Anfangs-Bodenbildunger // Pedobiologia. — 1969.— 9, 5/6. — S. 366—371.

Донецкий университ
(340000 Донецк)

Получено 29.08.94

УДК 591.171:595.754:595.76

Л.И.Францевич, П.А.Мокрушов, И.Д.Шумакова, Д.В.Гладун

КИНЕМАТИКА ХОДЬБЫ НАСЕКОМЫХ ПО УЗКИМ ОПОРАМ

Кінематика ходіння комах по вузьких опорах. Францевич Л. І., Мокрушов П. А., Шумакова І. Д., Гладун Д. В. — Порівнювали кінематику ходіння по площині та по вузьких опорах (стебельця і т.п.) у двох видів клопів, двох видів жуків і паличника. На фото і відеозаписах вимірювали положення кінця ноги у системі координат, пов'язаній з тілом. Значення суглобових кутів вираховували з допомогою тривимірної моделі тіла. Пристосування пози до звуженої опори досягалося шляхом опускання стегон і згинання гомілок.

Ключові слова: комахи, ходіння, кінематика, субстрат.

© Л. И. ФРАНЦЕВИЧ, П. А. МОКРУШОВ, И. Д. ШУМАКОВА, Д. В. ГЛАДУН, 1995

Kinematics of Insect Walking on Narrow Ground. Frantsevich L.I., Mokrushov P.A., Shumakova I.D., Gladun D.V. — The kinematics of walking on a plane and on a narrow ground (stems etc.) was compared in two bug (*Graphosoma italicum* M u l l., *Coreus marginatus* L.) and two beetle species (*Leptinotarsa decemlineata* S a y, *Coccinella septempunctatum* L.) and a stick insect (*Carausius morosus* L.). Insect movements were videorecorded and photographed. The position of the distal end of the tibia in the body-fixed coordinate system was measured on recordings. The values of joint angles were reconstructed with the aid of a 3D kinematic model of insect's legs. The adjustment of the posture to the narrow ground was achieved by the depression of femora and flexion of tibiae. The first element is stronger expressed in bugs than in beetles, because the former increases the body distance to the substrate on the narrow ground while the beetles maintain it as if on the plane. Beetles control the distance to the ground touching the substrate with maxillar palpi at each step. Sometimes, the doubling of the tibia flexion-extension and femur depression-elevation frequency was pointed out within the single coxa retraction-protraction cycle. This phenomenon is especially well expressed in stick insect walking on the narrow ground with the reduced distance to the ground: the tibial excursions amplitude reaches 60°. It is not yet known whether the biphasic change of joint angle within the step cycle was caused by the active contraction of the relevant muscles with double frequency or the leg was passively flexed, being coupled mechanically with other legs in the stance phase via the common substrate.

K e y w o r d s: Insects, walking, kinematics, substrate.

Обычно пешую локомоцию исследуют на насекомых, идущих по горизонтальной плоскости. Однако в природе многие насекомые ходят по растениям. Особенностью ходьбы по тонким стеблям по сравнению с ходьбой на плоскости является узкая база опоры, или расстояние между правыми и левыми ногами в фазе опоры. Можно ожидать, что приспособление к ходьбе по узкой опоре вызовет изменение строения тела, походки, позы, распределения сил и набора рефлексов.

Особенности ходьбы по узкой опоре были серьезно изучены только у европейского палочника *Carausius morosus* L.(Cruse, 1976). Можно упомянуть также наблюдения над походкой паука-крестовика по паутине (Jacobi-Kleeman, 1953) и походкой тяжелого жука-носорога по тонкой ветке (Schneider, Stannek, 1989).

Мы опишем особенности кинематики ходьбы по узкой опоре у четырех обитателей травостоя: двух клопов (полосатого щитника *Graphosoma italicum* M u l l. и краевика обыкновенного *Coreus marginatus* L.) и двух жуков (колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* S a y и коровки семиточечной *Coccinella septempunctatum* L.). Использованы также материалы регистраций ходьбы палочника, выполненных одним из авторов (Л.И.Францевич) в университете Билефельд (ФРГ).

Кинематика описана как изменение суставных углов в шаговом цикле. Суставные углы восстановлены по данным регистрации положения ноги расчетным путем с помощью трехмерной модели локомоторной системы (Францевич и соавт., 1984).

Методика. Свободно идущих насекомых фотографировали на горизонтальной плоскости или на тонком стержне. Видеозапись вели на насекомых, свободно идущих по тем же субстратам, или закрепленно идущих с легким колечком или цилиндрическим обручем в ногах. На видеозаписях регистрировались концевые позиции ноги в фазе опоры: передняя (ПКП) и задняя (ЗКП) — в системе координат, связанной с телом. Для этого с изображением совмещался чертеж тела в необходимой проекции и измерялось положение дистального конца голени. Длина шага измерялась по следам на закопченом стекле или по числу шагов при прохождении мерного отрезка пути.

Система координат, связанная с телом, определялась на основании двух пар произвольно выбранных опорных точек. Точки P1 и P2 на середине стернитов характеризовали направление продольной оси тела; симметричные точки P3 и P4 характеризовали поперечную ось тела q; начало координат посредине между P3 и P4; продольная ось p параллельна отрезку P1—P2; вертикальная ось v перпендикулярна осям q и p. Направление любой прямой в связанной системе определялось тройкой направляющих косинусов или проекций единичного вектора, параллельного данной прямой, на оси q, p, v.

Точки подвески субкоксальной оси ноги устанавливали при вскрытии. Трехмерное положение точек подвески относительно опорных точек измеряли под микроскопом, снабженным либо тремя линейками с нониусом на препаратоводителе и вертикальной подаче (разрешение 0,1 мм), либо тремя микрометрами (разрешение 0,02 мм).

Нога в модели считалась трехчлениковой (тазик, бедро, голень), содержащей три одноосных сустава (субкоксальный SC, тазик-бедро CF и бедро-голень FT). Вертлуг считали неподвижной частью бедра. Суставы CF и FT считались параллельными и оба — перпендикулярными SC (плоская нога). Суставные углы CF и FT измерялись между члениками, угол

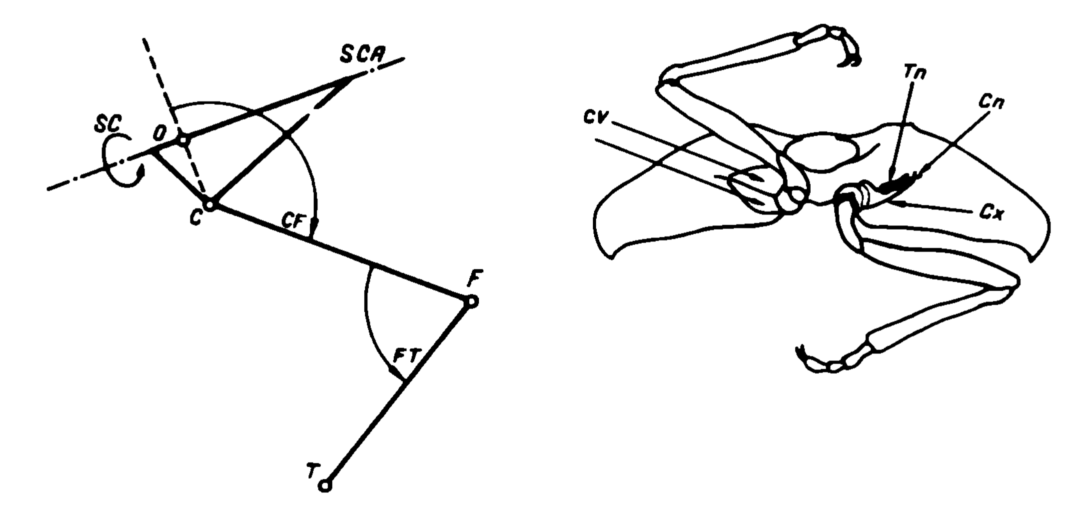


Рис. 1. Модельная нога: *C* — ось вращения бедра; *CF* — угол тазик-бедро; *F* — ось вращения голени; *FT* — угол бедро-голень; *O* — центр вращения тазика; *SC* — угол в субкоксальном сочлении; *SCA* — субкоксальная ось; *T* — концевая точка голени.

Fig. 1. Model leg: *C* — axis of the femur rotation; *CF* — coxa-femur joint angle; *F* — axis of the tibia rotation; *FT* — femur tibia joint angle; *O*— center of the coxa rotation; *SC* — subcoxal articulation angle; *SCA* — subcoxal axis; *T* — terminal point of the tibia.

Рис. 2. Передние ноги клопа *Graphosoma* (крышки тазиковой впадины на правой стороне сняты): *Cn* — плейральный мыщелок; *cv* — крышки тазиковой впадины; *Cx* — тазик; *Tn* — трохантин.

Fig.2. Fore legs of *Graphosoma* (covers of coxal cavity are removed on the right side): *Cn* — pleural condylus; *cv* — covers of the coxal cavity; *Cx* — coxa; *Tn* — trochantine.

SC измерялся как наклон плоскости ноги к нулевому положению этой плоскости, параллельному оси *v* (рис. 1).

Если нога состоит из трех одноосных суставов, она имеет, следовательно, три степени свободы, и тройка суставных углов однозначно определяет три координаты конца голени. Обратное отношение также справедливо. Необходимые расчеты выполнены с помощью персонального компьютера по оригинальным программам. Чтобы проверить правильность восстановленных поз насекомого, надо получить трехмерное изображение модельного насекомого, которое можно было бы наблюдать под произвольным ракурсом. Программа компьютерной графики показывала проекцию трехмерной модели на плоскость чертежа после произвольных вращений.

Результаты. М о д е л и т е л а. Хотя в состав тазика ноги и входит трохантин (исключение — задние тазики жуков) , субкоксальное сочленение отличается от классической схемы подвески тазика между плейральным мыщелком и трохантином (Snodgras, 1935). Действительно, латерально ось вращения тазика опирается на плейральный мыщелок. С медиальной стороны мыщелок отсутствует (кроме заднего тазика у жуков), тазик заключен в цилиндрическую или полуцилиндрическую тазиковую впадину, направляющую вращение (рис. 2).

Направляющие косинусы субкоксальной оси приведены в таблице 1. Значения среднего вектора направлений оси по десяти измерениям для каждого вида, которые характеризуют случайный разброс данных, не были меньше 0,96. Положительные значения направляющих косинусов означают, что ось направлена (от медиальной точки к латеральной) вправо, вперед и дорсально.

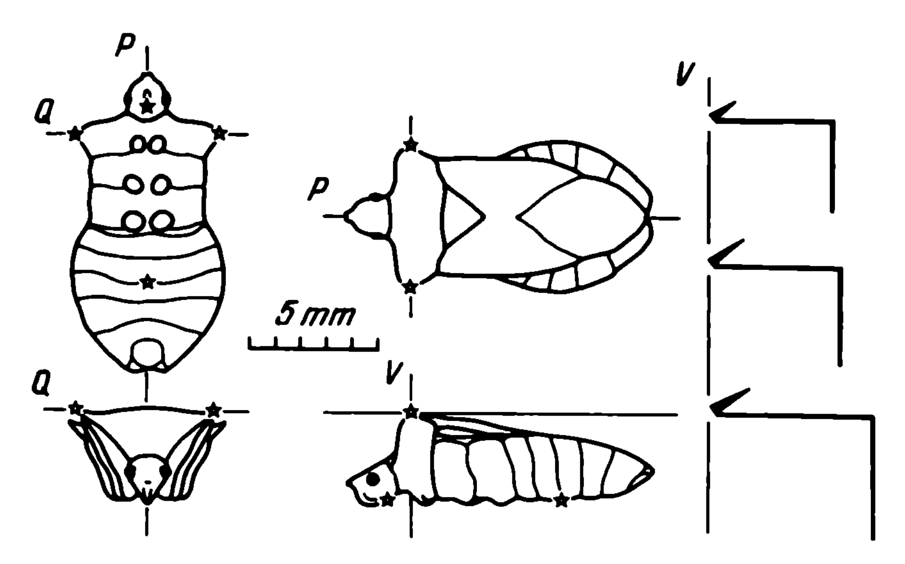


Рис. 3. Схема тела клопа *Coreus* в различных проекциях: *P, Q, V* — оси связанной с телом системы координат; звездочки — опорные точки; справа показаны размеры члеников ног и ориентация субкоксальной оси относительно вертикали тела.

Fig. 3. Body model of *Coreus* at different aspects: *P, Q, V* — axes of the body-fixed coordinate system; reference points are marked by asterisks; leg segment size and subcoxal axis orientation relative to the body vertical are shown from the right.

Модель тела клопа *Coreus* показана на рис. 3. Аналогично построены модели остальных подопытных насекомых.

Параметры ходьбы. Походка у исследованных клопов и колорадского жука метахрональная, длительность фазы переноса составляет 22—32% шагового цикла. Ноги одного сегмента ступают в противофазе. Походку коровки не удалось проанализировать из-за высокой частоты шагов (8 в сек). Длина шага при ходьбе на узкой опоре на 23—28% меньше, чем на плоскости, у *Leptinotarsa* — на 8% (измеряли не менее ста шагов для каждого вида и субстрата).

Изменения позы. Восстановленные позы насекомых на разных опорных субстратах изображены на рис. 4. Все исследованные насекомые

Таблица 1. Направление правой субкоксальной оси у клопов и жуков

Table 1. Direction of the right subcoxal axis in bugs and beetles

Насекомые	Нога	Направляющие косинусы относительно осей		
		q	*p*	*v*
	передняя	0.824	0.254	0.507
Graphosoma	средняя	0.836	0.326	0.443
	задняя	0.889	0.116	0.443
	передняя	0.675	0.476	0.563
Coreus	средняя	0.648	0.478	0.594
	задняя	0.784	0.308	0.539
	передняя	0.806	0.452	0.381
Leptinotarsa	средняя	0.869	0.172	0.464
	задняя	0.815	-0.215	0.538
	передняя	0.823	0.478	0.307
Coccinella	средняя	0.920	0.156	0.358
	задняя	0.965	0.098	0.241

идут по горизонтальной узкой опоре, как правило, снизу. Изменение суставных углов в фазе опоры (рассчитанное в допущении прямолинейности траектории между ПКП и ЗКП в связанной системе) показано на рис. 5. На рис. 6 показаны изменения суставных углов у палочника, усредненные по 203 кадрам видеорегистрации. В таблице 2 приводятся средние изменения суставного угла при ходьбе по узкой опоре в сравнении с плоской; углы отнесены к одной и той же координате вдоль оси *p*. Положительные изменения угла CF соответствуют большему опусканию бедра, а отрицательные изменения угла FT — большему сгибанию бедер при переходе на узкую опору.

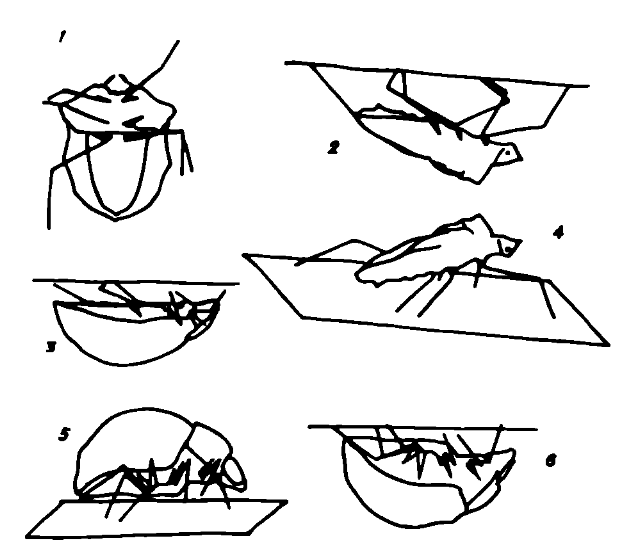


Рис. 4. Реконструкция поз насекомых на плоскости (*1, 4, 5*) и узкой опоре (*2, 3, 6*): *1* — *Graphosoma; 2, 4* — *Coreus; 3* — *Coccinella; 5, 6* — *Leptinotarsa*. Ноги показаны в передней или задней концевой позиции. Компьютерная графика.

Fig. 4. Reconstructions of insects' postures on the plane (*1, 4, 5*) and on the narrow ground (*2, 3, 6*): *1* — *Graphosoma; 2, 4* — *Coreus; 3* — *Coccinella; 5, 6* — *Leptinotarsa*. Legs are shown in the anterior or posterior extremal position. Computer graphics.

Сустав тазик—бедро у клопов опускается значимо больше (в среднем на 41,8 ± 5,6°), чем у жуков (17,3 ± 3,4°); сгибание голеней у насекомых из обоих отрядов выражено одинаково. Сильнее всего изменяются положения обоих дистальных суставов в средних ногах. Соответственно у клопов расстояние до субстрата при ходьбе по узкой опоре в сравнении с плоской возрастает на 1,5 мм, а у жуков сохраняется неизменным. Клопы ощупывают субстрат только ногами, а жуки — еще и нижнегубными щупиками, которые на закопченном стекле оставляют следы прикосновения на каждом шагу.

Двухфазность. Кинематические расчеты показывают, что при монотонном изменении угла SC в фазе опоры углы в дистальных суставах передней и средней ноги иногда проходят через минимум (рис. 4). Это происходит тогда, когда перпендикуляр из центра вращения тазика на прямую, проведенную через точки ПКП—ЗКП, пересекает ее между указанными точками. Амплитуда экстремума у жуков и клопов невелика — не более 10°. У палочника, особенно при движении по узкой опоре с уменьшенным расстоянием до суб-

Таблица 2. Изменение позы (значений суставных углов, в градусах) при переходе с плоской опоры на узкую

Table 2. Postural change (joint angle values, in degrees) at the change from flat to narrow ground

Насекомые	Изменение угла CF в ногах			Изменение угла FT в ногах		
	передних	средних	задних	передних	средних	задних
Graphosoma	30	56	51	−36	−32	−3
Coreus	23	54	37	−3	−37	−20
Leptinotarsa	16	19	9	−23	−39	−12
Coccinella	12	15	33	−25	−40	−18

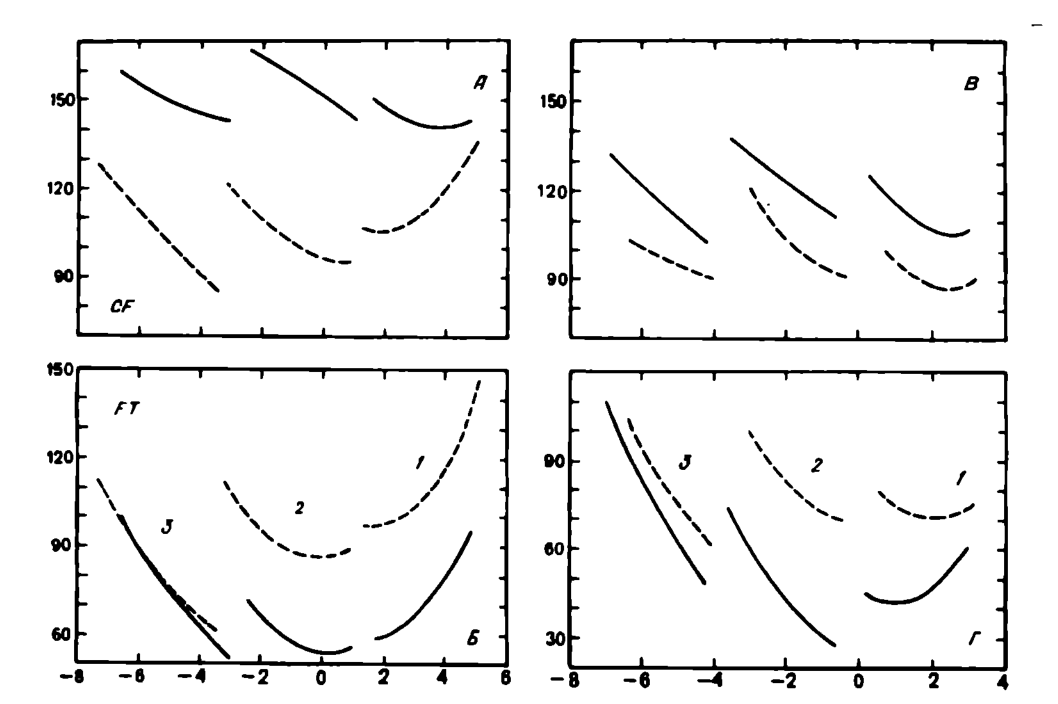


Рис. 5. Рассчитанные изменения суставных углов тазик-бедро (*А, В*) и бедро-голень (*Б, Г*) в фазе опоры; углы отнесены к координате конца голени вдоль продольной оси тела (ось абсцисс): *А, Б* — *Graphosoma*; *В, Г* — *Leptinotarsa*; *1, 2, 3* — передние, средние, задние ноги (пунктир — на плоскости, сплошная линия — на узкой опоре).

Fig. 5. Calculated course of coxa-femur (*A, B*) and femur-tibia (*Б, Г*) joint angles during the stance phase; angles are plotted versus the tibial end coordinate along the longitudinal body axis: *A, Б* — *Graphosoma*; *B, Г* — *Leptinotarsa*; *1, 2, 3* — fore, middle, hind legs (line — on the plane, solid line — on a narrow ground).

страта, двухфазность движения как в фазе опоры, так и в фазе переноса выражена гораздо резче (рис. 5): амплитуда экстремума достигает 60°.

Обсуждение. Приспособление позы к суженой базе опоры достигается за счет опускания бедер и сгибания голеней. Первый элемент движения у клопов выражен сильнее, чем у жуков; соответственно у клопов при ходьбе на узкой опоре расстояние до субстрата увеличивается, а у жуков сохраняется таким, как на плоскости. Увеличение расстояния до субстрата у палочника (с 7—9 до 17—19 мм) в аналогичных условиях отмечал еще Х.Крузе (Cruse, 1976). Так как палочник идет по горизонтальной палочке тоже снизу (Cruse, 1976; Cruse et al., 1993), то увеличение расстояния до субстрата у этого насекомого авторы объясняли действием рефлекса сопротивления и изменением знака нагрузки на ноги в перевернутом положении.

Существуют дополнительные рефлексы контактного контроля расстояния: жужелица *Carabus violaceus* прикасается к субстрату антеннами (Schneider et al., 1988), паук *Cupiennius salei* — волосками нижней стороны тела (Eckweiler et al., 1988). Наши жуки исследуют субстрат щупиками, вероятно в поисках пищи и вынуждены удерживать постоянное расстояние до опоры.

Вклад субкоксального сустава в продвижение тела зависит от направления подвески субкоксальной оси и положения опорного конца ноги. Если нога отставлена в сторону, как это имеет место при ходьбе по плоскости, то наибольший эффект вращения вокруг оси SC достигается при ее положении, близком к вертикальному. Наоборот, если нога направлена вентрально, как у

насекомого, идущего по узкому стебельку, то наибольший эффект достигается при подвеске субкоксальной оси параллельно поперечной оси тела.

Очевидно, у насекомых, приспособленных к ходьбе по разнообразным субстратам — и по плоским поверхностям, и по травинкам — подвеска субкоксальной оси должна иметь компромиссную ориентацию: косо по отношению к осям тела. Можно показать, что оптимальный по ряду критериев угол подвески составляет arctg $\pi/2$, или 57,5° относительно вертикальной оси (cos 57,5° = 0,537). У исследованных клопов и колорадского жука подвеска тазиков близка к названной компромиссной ориентации (табл. 1), с учетом произвольности в определении осей p и ν. Только у коровки тазики заметно приближены к горизонтальной ориентации в связи с уплощением стернитов и, возможно, как приспособление к ходьбе по узким опорам.

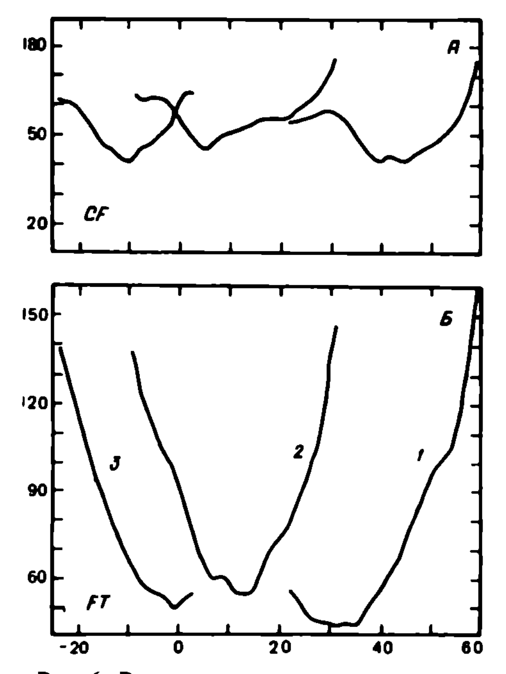


Рис. 6. Рассчитанные изменения суставных углов тазик-бедро (А) и бедро-голень (Б) в фазе опоры у *Carausius*.

Fig. 6. Calculated course of coxa-femur (A) and femur-tibia (Б) joint angles during the stance phase in *Carausius*.

Двухфазность движений отдельных суставов в шаговом цикле проявляется во время ходьбы по узкой опоре ярче, чем во время ходьбы по плоскости. Вообще говоря, для циклических движений насекомых при ходьбе, плавании, полете, стридуляции, дыхании характерна однократная (однофазная) активация каждой мышцы в течение цикла. В этот цикл вовлечены, каждая в своей фазе, все мышцы одной конечности.

Известны случаи, когда частоты шаговых циклов правых и левых ног или передних и задних ног неодинаковы (Epstein, Graham, 1983; Zolotov et al., 1975; Graham, 1972; Delcomyn, 1988; Jacobi-Kleeman, 1953). И все же кажется странным, что разные членики одной конечности могут двигаться в разном ритме. Явление это наблюдали довольно редко. Н.Эльснер (Elsner, 1975) описал удвоенный ритм некоторых моторных нейронов в цикле стридуляции, а Н.Вольф (Wolf, 1992) — в шаговом цикле.

Обычно у насекомых, идущих по плоскости, не происходит удвоения ритма движений. В частности, это удвоение не описывали ранее у палочника (Weidemann, 1993, рис. 12). Мы не наблюдали его у кравчиков *Lethrus* (Францевич и др., 1984). Однако А.Н. Федин (1982) заметил переход от сгибания к разгибанию в передней ноге таракана, когда в фазе опоры нога переходила назад за уровень своего основания. К.Бартлинг описал удвоенные циклы сгибания-разгибания в передних и средних ногах палочника при ходьбе по плоскости (Bartling, 1993). Динамометрическими измерениями удалось установить двухфазное изменение сил и суставных моментов в передних и задних ногах палочника, идущего по плоскости или по узкой палочке (Cruse, 1976).

Вопрос в том, вызвано ли двухфазное изменение суставного угла в цикле шага активным сокращением соответствующих мышц с удвоенной частотой, или нога сгибается пассивно, будучи механически связанной с другими ногами в фазе опоры через общий субстрат. Действительно, динамометрические изме-

нения показали, что передние и средние ноги тормозят, упираясь в субстрат, в начале фазы опоры (Cruse, 1976; Foth, Bassler, 1985). Вторая альтернатива, однако, кажется сомнительной, потому что полный цикл сгибания-разгибания наблюдается у палочника и в фазе переноса, а у насекомых, идущих снизу по узкой опоре, нет торможения (Cruse, 1976).

Исследование было поддержано грантами Государственного комитета по науке и технологиям Украины и Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Федин А. Н. Исследование движения ног таракана Periplaneta americana при ходьбе // Журн. эвол. биохим. физиол. — 1982. — **18**, вып. 2. — С. 184-187.

Францевич Л. И., Шумакова И. Д., Мокрушов П. А. Стереокинограмметрический анализ движений насекомых // Журн. общ. биол. — 1984.— **45**, вып. 1. — С. 89-97.

Bartling C. Die Bewegungen der Beingelenke der Stabheuschrecke Carausius morosus in verschiedenen Laufsituationen (Diplomarbeit). — Bielefeld, 1993. — 120 S.

Cruse H. On the function of the legs in the free walking stick insect Carausius morosus // J. comp. Physiol. — 1976. — **112**, N 3. — P. 235—262.

Cruse H., Schmitz J., Braun U. et al. Control of body height in a stick insect walking on a treadwheel // J. exp. Biol. — 1993. — **181**. — P. 141—155.

Delcomyn F. Motor activity in the stump of an amputated leg during free walking in cockroaches // Ibid. — 1988. — **140**. — P. 465—476.

Eckweiler W., Seyfarth E .A. Tactile hairs and the adjustment of body height in wandering spiders / / J.comp.Physiol. — 1988. — **A162**, N 5. — P. 611—621.

Elsner N. Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers. Neuromuscular activity underlying stridulation // Ibid. — 1975. — **A97**, N 4. — S. 291—322.

Epstein S., Graham D. Behaviour and motor output of stick insect walking on a slippery surface. 1. Forward walking // J. exp. Biol. — 1983. — **105**. — P. 215—229.

Foth E., Bassler U. Leg movements of stick insects walking with five legs on a treadwheel and with one leg on a motor-driven belt // Biol. Cybern. — 1985. — **51**. — P. 313—318.

Graham D. A behavioural analysis of the temporal organization of walking movements in the 1st instar and adult stick insect Carausius // J.comp.Physiol. — 1972. — **81**, N 1. — P. 23—52.

Jacobi-Kleeman M. Uber die Lokomotion der Kreuzspinne Aranea diadema beim Netzbau // Z. vergl. Physiol. — 1953. — **34**, N 6. — S. 606—654.

Schneider P, Reitberger K. Beinkoordination und Lauf uber Hindernisse von Carabus violaceus (Coleoptera) // Zool. Jb. Zool. Physiol. — 1988. — **92**, N 3. — S. 351—364.

Schneider P., Stannek P. Bewegungskoordination und Hinderniserkennung bei Arthropoden // Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Entomol. — 1989. — **7**, N 3. — S. 237—245.

Snodgras R. E. Principles of insect morphology. — N.-Y., London: McGraw-Hill, 1935. — 667 pp.

Weidemann H.-J. Dynamik und Regelung von sechsbeinigen Robotern und naturlichen Hexapoden. — Fortschr.-Ber. VDI Reihe 8. — Dusseldorf: VDI-Verlag., 1993. — N 362. — 170 S.

Wolf H. Reflex modulation in locust walking on a treadwheel — intracellular recordings from motoneurons // J.comp. Physiol. — 1992. — **170**, N 4. — S. 443—462.

Zolotov V., Frantsevich L., Falk E.-M. Kinematik der phototaktischen Drehung bei der Honigbiene Apis mellifera L. // Ibid. — 1973. — **97**, 4. — S. 339—353.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 01.08.94